PATRONES DE REPRODUCCION EN DOS POBLACIONES AISLADAS DE *AGELAIUS ICTEROCEPHALUS* (AVES: ICTERIDAE)

LUIS GERMÁN NARANJO

Resumen

NARANJO, L.G.: Patrones de reproducción en dos poblaciones aisladas de *Agelaius icterocephalus* (Aves: Icteridae). - Caldasia 18(86): 89-100, 1995. - ISSN 0366-5232.

En 1987 y 1988 estudiaron en sitios de alta y baja elevación en Colombia dos colonias de *Agelaius icterocephalus*, pertenecientes a subespecies diferentes. Los territorios de *A.i. icterocephalus* en Agua Prieta (baja elevación) fueron de un quinto del área de los de *A. i. bogotense* en La Herrera (alta elevación), e incluyeron eneas como sustrato de anidación, mientras que los de La Herrera solo incluyeron juncos. En La Herrera los nidos fueron más grandes que en Agua Prieta. En Agua Prieta las aves se alimentaron por fuera del pantano, mientras que en La Herrera los territorios fueron usados tanto para anidar como para alimentarse. La reproducción fue simultánea en ambas poblaciones.

Palabras clave: Aves, Icteridae, Ecología.

Abstract

I studied two colonies of Yellow-hooded Blackbirds, of different subspecies, in low and high elevation sites in Colombia in 1987 and 1988. Territories of *Agelaius icterocephalus icterocephalus* at Agua Prieta (low elevation) were one-fifth as large as those of *A.i. bogotense* at La Herrera (high elevation), and included cattails as the main nesting substrate, while those at La Herrera only included bulrush. Nests at La Herrera were larger than those at Agua Prieta. Whereas at Agua Prieta the birds foraged outside the marsh, at La Herrera territories were used both for nesting and feeding. Breeding was seasonal for both populations.

Introducción

La monjita (*Agelaius icterocephalus*) es una especie distribuida en el norte de Suramérica desde Trinidad y el norte de Venezuela hasta las Guyanas, nordeste de Perú y la amazonia de Brasil (HILTY & BROWN, 1986). La subespecie nominotípica ocupa la mayor parte del areal geográfico de la especie, encontrándose en pantanos tropicales por debajo de los 1000 m de elevación. Una población aislada, considerada subespecie aparte (*A. i. bogotense* Chapman 1914), habita pantanos por encima de los 2600 m en el ramal oriental de los Andes Colombianos. Aunque este ictérido es una especie típica de humedales, se registra con frecuencia como asociado a monocultivos tales como arroz, soya y sorgo e incluso anida dentro de las plantaciones.

La ecología de la anidación y varios aspectos del comportamiento territorial de la especie fueron estudiados por primera vez por WILEY & WILEY (1980a, 1980b) en Trinidad, Surinam y Venezuela. Estos autores encontraron que el sistema de apareamiento en las colonias de *A. icterocephalus* podía ser monógamo, poligínico o poligínico secuencial, dependiendo de la estacionalidad del clima, la incidencia del parasitismo de anidación ejercido por *Molothrus* *bonariensis* y por la calidad de los humedales. Estas variaciones entre poblaciones de la misma subespecie sugieren que puede haber diferencias aún más pronunciadas en las características de historia natural de poblaciones que se distinguen tanto a nivel morfométrico, como de las condiciones climáticas de sus habitats. Este trabajo fue orientado a documentar tales diferencias, como parte de un estudio más amplio sobre las condiciones que determinan las estrategias de apareamiento de este Ictérido neotropical.

Area de estudio y metodología

El trabajo de campo fue llevado a cabo en dos localidades colombianas: el caño de Agua Prieta en el valle del Río Cauca (Departamento del Valle del Cauca) y la Laguna de La Herrera en la Cordillera Oriental en Cundinamarca.

Agua Prieta es un pequeño pantano (ca. 8 ha) ubicado a 6 km al occidente de la ciudad de Cartago (4° 45'N, 75° 55'W), a 930 m de elevación. La temperatura media en el sitio es de 26° C, y la precipitación promedio anual de 1,542 mm (CVC, 1980). La mayor parte del pantano está cubierta por hierbas acuáticas y arroz silvestre (*Paspalum dilatatum* y *Oriza* sp.). Grandes parches de eneas (*Typha* sp.), y varias especies de arbustos (principalmente *Aeschynomene ciliata* y *Mimosa* sp.) están dispersos a través del área. La vegetación es sometida a alteraciones antropogénicas periódicas, tales como la introducción de ganado vacuno para pastoreo o quemas anuales en verano. El pantano mantiene pequeñas poblaciones de aves acuáticas, incluyendo varias especies de garzas, pollas de agua y patos, además de una densa colonia de *A. icterocephalus.*

La Laguna de La Herrera es un remanente de una laguna fluvial de montaña localizado a 15 km al suroccidente de la ciudad de Santafé de Bogotá (4° 40'N, 74° 16'W), a 2640 m de elevación. La temperatura media en el área es de 14° C y la precipitación promedio anual de 598 mm (Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá, 1979). La mayor parte de la orilla de la laguna y parte de su interior están cubiertos de juncos (*Scirpus californicus*) y, en menor grado, por eneas (*Typha angustifolia*). Los espacios abiertos están densamente cubiertos por dos especies de plantas flotantes: el helecho *Azolla* sp., y un lirio acuático (*Limnobium* sp.). El agua de la Laguna es usada para irrigación de los cultivos de flores cercanos a la misma y los campos adyacentes, para pastoreo de ganado. La Herrera está actualmente en retroceso de tamaño, aunque todavía constituye un cuerpo considerable de agua (ca. 90 ha), y es una de las pocas localidades a donde aún llegan patos migratorios en la Cordillera Oriental.

Después de una fase exploratoria del proyecto desarrollada en el Valle del Cauca (tres sitios incluyendo el caño de Agua Prieta) entre marzo y noviembre de 1987, las observaciones se llevaron a cabo en 1988, empezando en ambas localidades inmediatamente después del inicio de la defensa territorial por los machos de la especie. En Agua Prieta, las observaciones cubrieron la totalidad del ciclo reproductivo de ese año (10 de abril a 28 de julio), mientras que en La Herrera duraron solamente las siete semanas comprendidas entre el 30 de marzo y el 19 de mayo; al abandonar el área, aún había nidos activos en la colonia.

En cada localidad, observé tantos territorios como era posible desde sitios fijos tales como torres de madera en La Herrera o un camellón en Agua Prieta. En ambos sitios observé dos porciones de las colonias para controlar cada variación en las características de los territorios. Los machos focales fueron escogidos de una manera oportunista ya que las áreas cubiertas fueron seleccionadas por su facilidad de acceso con perturbación mínima de las colonias y no por características de las aves mismas. Machos individuales fueron reconocidos por una combinación única de anillos plásticos de color en sus patas o por patrones distintivos del plumaje (irregularidades en el borde de la "caperuza" amarilla o anotación secuencial de la muda de plumas de vuelo).

Una vez por semana recorrí las áreas de observación buscando nidos nuevos y revisando el progreso de incubación o desarrollo de polluelos en nidos previamente localizados, los cuales eran marcados con una banderola plástica numerada atada a las plantas sustrato 1 m por encima del borde del nido. La revisión de nidos no incluyó la manipulación de su contenido. Para cada polluelo, se tomaba nota del grado de desarrollo de su plumaje; los polluelos de alrededor de 12 días de edad fueron considerados como "volantones" ya que el plumaje de sus cuerpos y alas estaba completamente desarrollado.

Después del abandono de la colonia por las aves, medí en cada nido su altura sobre el nivel del agua, altura de la vegetación sobre el borde del nido, distancia mínima a una charca de agua abierta, distancia al nido más cercano, número de tallos a los cuales estaba tejido el nido, su diámetro externo y su profundidad de copa.

Los límites de los distintos territorios fueron dibujados sobre fotografías de las colonias con base en la ubicación de perchas reconocibles usadas por los machos. El mapeo fue refinado al final de la investigación por dos métodos diferentes; en La Herrera los nidos fueron ubicados en un mapa a escala del área por triangulación desde puntos fijos. En Agua Prieta el área fue marcada en una cuadrícula con divisiones de 5m x 5 m señaladas sobre el terreno con estacas. Estas marcas a su vez, fueron localizadas sobre la fotografía original y los nidos fueron relacionados con posiciones en la cuadrícula. El tamaño de los territorios fue calculado con el uso de un planímetro de compensación polar.

Al final del estudio, se caracterizaron variables físicas de los territorios con base en medidas hechas en puntos de la cuadrícula escogidos al azar, usando cuadrantes de 1 m^2 como unidad de muestreo. En La Herrera, medí densidad de juncos y del mapa, el área de cada territorio ocupada por formas diferentes de desarrollo de las plantas (emergente, o flotante y dentro de esta segunda clase, discriminando entre *Azolla* y *Limnobium*). En Agua Prieta, estimé la densidad de eneas y el número de tallos de diferentes especies de arbustos, hierbas y arroz silvestre. Las medidas fueron promediadas para cada territorio; el tamaño de la muestra dependió de cuántos puntos de muestreo estuvieron incluidos en un territorio particular (1-4 puntos por territorio).

Puesto que las muestras de algunas variables fueron pequeñas y muchos de los datos no tuvieron una distribución normal, se usaron pruebas no paramétricas para los análisis estadísticos. A través del texto las variables se presentan como $\overline{X} \pm 1$ D.E. Los análisis fueron realizados con los programas EPISTAT versión 3.0 (GUSTAFSON, 1984) y STATISTICAL ECOLOGY (LUDWIG & REYNOLDS, 1988). Análisis específicos se describen en el texto cuando corresponde.

Resultados

Ciclo reproductivo.- *A. icterocephalus* es un ave gregaria y, por fuera de la época de cría, se desplaza entre sus sitios de alimentación y de descanso en bandadas densas. Durante este período, los machos cantan con frecuencia cuando están posados, pero casi nunca tienen interacciones agonísticas incluso cuando la distancia individual es mínima. Durante este estudio, en el Valle del Cauca las bandadas fueron erráticas en su distribución y aparentemente se desplazaban entre parches de alimento que, durante ese período, consistía principalmente en insectos presentes en zonas de cultivo recién cosechadas. En La Herrera las bandadas estuvieron restringidas a la laguna misma y antes del inicio de la reproducción las aves solamente se desplazaron entre la laguna y los campos adyacentes.

El ciclo reproductivo fue estacional y aparentemente ajustado a los patrones de pluviosidad. En ambas localidades los machos empezaron la defensa territorial después del comienzo de la principal estación lluviosa de 1988: alrededor del 23 de marzo en La Herrera y entre esta fecha y el 1° de abril en Agua Prieta; los primeros nidos fueron encontrados en esta última localidad el 15 de abril. En 1987, la anidación ya se había iniciado cuando empezó el trabajo de campo en Agua Prieta; sin embargo, juzgando la actividad de aves de ambos sexos, los machos probablemente iniciaron la defensa territorial a comienzos de marzo.

Inmediatamente después de haberse establecido los primeros machos en las colonias, las bandadas empezaron a disolverse y los machos incrementaron su frecuencia de canto e iniciaron sus despliegues territoriales. En este período las hembras aún se desplazaban en bandadas poco densas y pasaban la mayor parte de su tiempo diurno en los sitios de alimentación cerca de las áreas defendidas por los machos. Poco después los machos iniciaron la construcción de nidos y los grupos de hembras disminuyeron de tamaño progresivamente, y aves individuales pasaron mayor tiempo dentro de los territorios.

Hubo un alto grado de sincronización de los eventos reproductivos, al menos en el caño de Agua Prieta (Fig. 1). Todos los machos estudiados iniciaron la defensa territorial y la cons-

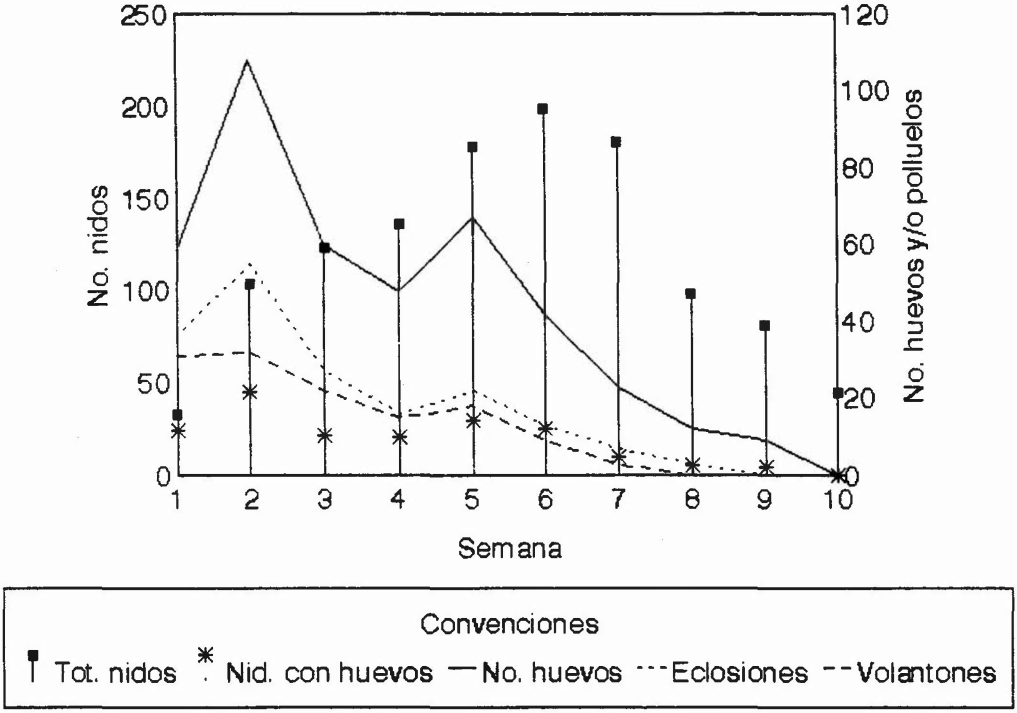

Figura 1. Secuencia reproductiva de *A. icterocephalus* en el caño de Agua Prieta en 1987. La secuencia de semanas se inició el día 30 de abril.

trucción de nidos durante la misma semana. El final de la época reproductiva fue igualmente abrupto: los machos abandonaron la colonia casi simultáneamente (un período de menos de 10 días en 1988).

La actividad reproductiva de las hembras también tuvo algún grado de sincronización puesto que la postura ocurrió dentro de un lapso de 10 semanas, con dos picos coincidentes con aquellos de la construcción de nidos por los machos. Una corroboración adicional de la sincronización reproductiva de las hembras se obtuvo mediante análisis de dispersión de las fechas de postura del primer huevo en los nidos estudiados. Esta prueba, consistente en el examen de la fluctuación de la varianza del número de nidos en bloques temporales de diferente tamaño (semanas), estimada por el método de cuadrados locales de dos términos (TTLQV, Hill 1973), indicó un patrón contagioso (Fig. 2) de la distribución de las fechas de construcción de los nidos.

El territorio.- Con pocas excepciones, los territorios fueron parches de vegetación emergente alta dentro de los pantanos. En un arrozal cerca a Cali, estuvieron ubicados directamente en el interior del área cultivada y los sitios cercanos de tierra seca cubierta por pastizales altos y arbustos no fueron ocupadas por los machos. En otra localidad en el norte del Valle del Cauca, después de estar ocupado por machos el hábitat natural disponible, machos periféricos ocuparon territorios en un campo de soya bien drenado. En el caño de Agua Prieta, las preferencias de los machos por diferentes tipos de vegetación cambió de un año a otro. En 1987, 5 de 11 territorios estuvieron

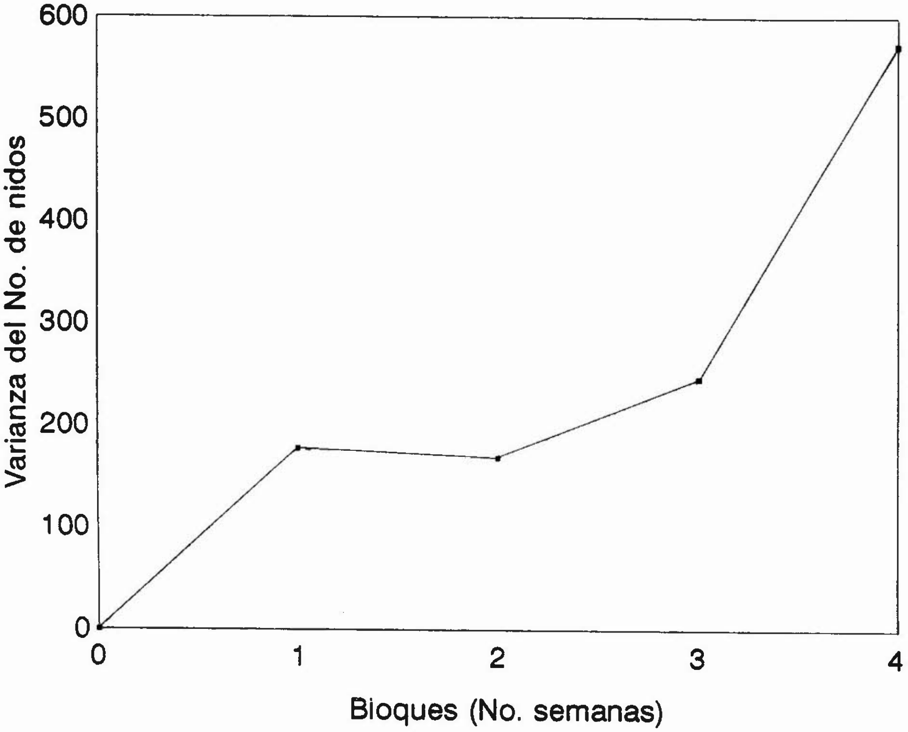

Figura 2. Varianza del número de nidos con postura iniciada en bloques temporales (en semanas) de diferentes tamaños. Ver texto para explicación.

localizados en parches inundados con cobertura de arbustos y arroz silvestre y los 6 restantes en la zona cubierta por eneas. Además, se observaron varios machos defendiendo áreas dentro de un campo de sorgo alrededor del pantano, aunque amplios espacios de la zona de eneas estaban vacantes. En 1988, a pesar de la disponibilidad de áreas cubiertas por arbustos y arroz silvestre, todos los territorios estuvieron ubicados en la zona de eneas.

En La Herrera, los territorios incluyeron parches de junco y amplios espacios cubiertos por vegetación flotante, sobre la cual las aves desarrollaron su actividad de forrajeo. Aunque algunas partes de la laguna estaban cubiertas por eneas, no se encontró ningún macho defendiéndolas.

Pese a que en las dos localidades cada macho tuvo un número similar de vecinos, en Agua Prieta los territorios fueron mucho más pequeños que en La Herrera y tanto la vegetación emergente como los nidos construidos en ellos fueron significativamente más densos (Tab. 1). Adicionalmente, la variación en el tamaño de los territorios dentro de la colonia de Agua Prieta fue considerable (Fig. 3) y estuvo relacionada con su localización específica dentro de la misma: los territorios localizados en las esquinas de la colonia fueron significativamente mayores en tamaño que los del centro o a lo largo del borde pero fuera de las esquinas (124.4 ± 57.1 m^2 vs. 52.9 ± 11.7 m^2; prueba T'de Wilcoxon-Mann-Whitney para dos muestras, $T'=23$, $p < 0.01$, $N = 6$ y 14 respectivamente).

El nido.- la "monjita" es la única especie del género *Agelaius* en la cual el macho construye el nido casi sin ninguna participación de la hembra (Wiley & Wiley, 1980a). Poco después de iniciar la defensa, los machos comenzaron a colectar material para construcción tanto dentro como fuera de sus territorios. La mayor parte del material fue tomado directamente del agua y consistió en trozos parcialmente descompuestos de plantas acuáticas tales como enea, junco o arroz silvestre. Además, en La Herrera observé machos colectando material de nidos viejos o de los colchones flotantes de junco en descomposición.

Los nidos son voluminosos, en forma de taza y están tejidos alrededor de varios tallos de plantas emergentes. Su altura sobre el nivel del agua y la mayoría de sus dimensiones fueron

Tabla 1. Comparación de variables de los territorios entre las dos localidades de estudio.

Variable[a]	Agua Prieta	La Herrera
Superficie (en m^2)	74.36 ± 45.61 (35.54-233.45)	308.04 ± 141.69*** (121.83-654.25)
Número de vecinos	3.85 ± 1.13 (2 - 6)	3 ± 0.77 n.s. (2 - 4)
Densidad de nidos[b]	0.16 ± 0.11 (0.03 - 0.47)	0.02 ± 0.02 *** (0.004 - 0.072)
Densidad de tallos	116.5 ± 30.4 (76.2 - 192)	28.4 ± 4.8 *** (19 - 35.6)

[a] $\overline{X} \pm 1$ D.E.
(rango)
[b] para La Herrera = No. nidos/área de juncos
*** diferencias significativas ($p < 0.01$)
n.s. diferencias no significativas.

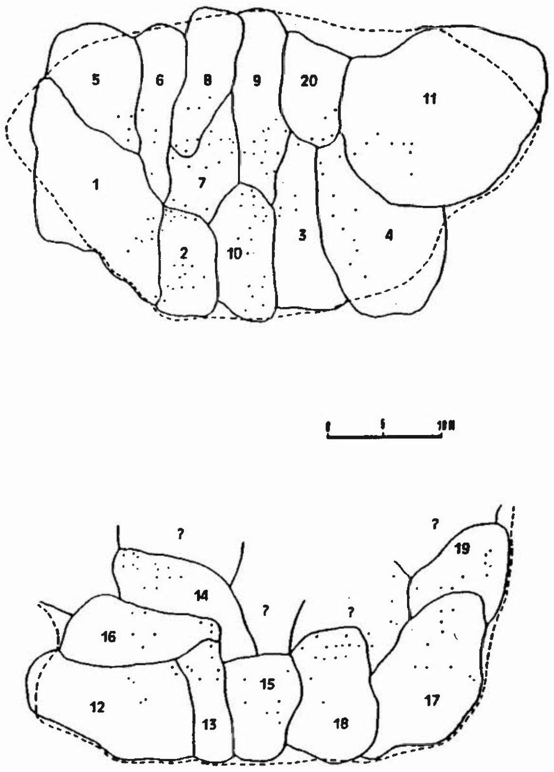

Figura 3. Mapas de los territorios deAgua Prieta en 1988. Las líneas continuas indican límites territoriales; las punteadas muestran el límite aproximado del juncal. Los puntos representan la ubicación de los nidos que recibieron al menos un huevo.

relativamente uniformes dentro de cada colonia, si bien las dimensiones y volumen de los nidos difirieron entre las dos colonias de manera significativa (Tab. 2).

Exito reproductivo.- El éxito de anidación fue variable tanto entre localidades como dentro de una misma colonia para épocas reproductivas consecutivas. Mientras en La Herrera ninguno de los 16 nidos (27 huevos) fue exitoso, en Agua Prieta la estación reproductiva de 1988 fue altamente productiva. Esta observación contrasta con el fracaso completo de la anidación en la misma localidad durante el año precedente, cuando la pequeña colonia fue abandonada por las aves antes de la eclosión de algún huevo. En 1988, de un total de 174 nidos ocupados en la muestra, el 46% produjo al menos un polluelo emplumado (ver metodología). Un estimativo similar se obtuvo de los datos de los huevos: de un total de 357 huevos con sino conocido, el 43.4% produjo un polluelo sobreviviente hasta los 12 o más días de edad. El fracaso de los nidos fue mayor durante la incubación que después de la eclosión. De 196 polluelos nacidos, solamente el 20.9% no sobrevivió hasta la edad del éxodo.

En La Herrera, 13 de 16 nidos ocupados (81.25%) fueron predados, mientras que el resto fue abandonado. Dos de los tres nidos abandonados habían sido parasitados por *M. bonariensis.* La mayoría, si no la totalidad, de los eventos de depredación que sucedieron en esta colonia pueden atribuirse a las ratas (*Rattus* sp.) muy comunes en el sitio. En una ocasión se encontró una rata en el interior de un nido, cuyo contenido desapareció el mismo día (L. M. RENJIFO, com. pers.). Sin embargo, algunas pérdidas pudieron haber sido causadas por comadrejas (*Mustela frenata*), una de las cuales fue observada en la localidad, siendo acosada por una horda de *A. icterocephalus*.

En Agua Prieta, el fracaso de los nidos en 1988 se debió tanto a la depredación como a la deserción en proporciones similares. Mientras que el 21.3% de los nidos muestreados fueron abandonados (todos durante el período de incubación), 25.3% fueron depredados durante la incubación o estadíos tempranos del desarrollo de los polluelos. Resulta notable que una gran proporción de las deserciones (35.1%) estuvo asociada con parasitismo de incubación. Esta cifra merece atención, puesto que resulta mucho más significativa si se tienen en cuenta solamente aquellos nidos que fueron parasitados: de 32 nidos (18.4% de todos los nidos en la muestra) que recibieron al menos un huevo de *M. bonariensis*, el 40.6% fueron abandonados por *Agelaius*.

El fracaso de los nidos incrementó en Agua Prieta a medida que progresó la estación reproductiva, lo cual ayuda a explicar la alta sincronización de esta población (Tab. 3). Se encontraron diferencias significativas entre meses para el tamaño de la postura, el número medio de polluelos

Tabla 2. Dimensiones promedio de los nidos en el caño de Agua Prieta (1988) y la Laguna de La Herrera. Todas las comparaciones hechas mediante T de Student (Ho: medias iguales).

Variable[1]	Agua Prieta (n = 168)	La Herrera (n = 30)
Altura sobre el agua	121.6 ± 13.3	110.5 ± 26.7 n.s.
Alt. veget. sobre el nido	156.5 ± 33.5	162.7 ± 16.5 n.s.
Diámetro externo	10.1 ± 0.8	11.2 ± 1.4 **
Altura del nido	9.1 ± 0.7	10.4 ± 2.2 *
Volumen del nido (cm^3)	247.1 ± 49.9	352.3 ± 125.3 ***
Número de tallos atados	7.3 ± 0.9	8.5 ± 1.8 **
Distancia entre tallos[2]	4.4 ± 0.5	4.3 ± 0.8 n.s.

[1] $\overline{X} \pm 1$ D.E.; todas las medidas, excepto volumen y número de tallos atados, en cm.
[2] Distancia entre tallos = $(2\pi R)$/No. de tallos
n.s. no significativo; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Tabla 3. Exito reproductivo de las hembras en Agua Prieta durante 1988 (aparte de los porcentajes, los datos son $X \pm 1$ D.E.).

	MES		
	1	2	3
Tamaño de la postura	2.6 ± 0.6	2.3 ± 0.8	2.1 ± 0.6
	(n = 79)	(n = 70)	(n = 19)
Eclosiones por nido	1.6 ± 1.1	0.8 ± 1.1	0.5 ± 0.8
	(n = 75)	(n = 69)	(n = 19)
% huevos eclosionados	60.9	36.8	25.0
% éxito de incubación[1]	76.0	40.6	31.6
Polluelos emplumados	1.3 ± 1.1	0.7 ± 1.0	0.3 ± 0.7
	(n = 75)	(n = 69)	(n = 19)
% huevos exitosos	52.1	29.7	15.0
% éxito de anidación[2]	68.0	34.8	21.1

[1] Al menos un huevo eclosionado.
[2] Al menos un polluelo emplumado (o volantón).

eclosionados por nido y el número de polluelos emplumados por hembra (prueba de Kruskal-Wallis para k-muestras H = 9.5, 19.4, y 18.7 respectivamente; $p < 0.01$ en todos los casos).

Discusión

La secuencia de eventos en el ciclo reproductivo de *A. icterocephalus* es similar a la descrita para otros ictéridos habitantes de humedales (e.g., Nero, 1956; Orians, 1961, 1973, 1980; Willson, 1966) y otras poblaciones de la especie en distintas localidades de Suramérica (Wiley & Wiley, 1980a). Dependiendo de la disponibilidad local de alimento, esta ave puede ser estacionalmente nómada o residente permanente de humedales climáticamente estables (Wiley & Wiley, 1980a). La población del Valle del Cauca puede considerarse como nómada al igual que las poblaciones de los llanos venezolanos (Wiley & Wiley, 1980a) y *A. tricolor* de Norteamérica (Orians, 1961). Este comportamiento, explicado para la población venezolana como una respuesta al clima altamente estacional, en Agua Prieta puede atribuírse a la reducción temporal de recursos alimentarios. En esta localidad, todas las aves se alimentaron de insectos en las áreas cultivadas alrededor de la colonia. Puesto que los cultivadores ajustan su cronograma de siembra a la estación lluviosa y realizan la cosecha poco después del inicio de la estación seca, las aves deben abandonar las colonias tan pronto como sus áreas de forrajeo son cosechadas.

En Trinidad, Surinam y Venezuela, el grado de sincronización de la postura está ajustado a la longitud de la estación lluviosa (Wiley & Wiley, 1980a). Esta relación solamente puede ser sugerida para las localidades cubiertas por el presente estudio, puesto que las condiciones meteorológicas durante la investigación fueron inusuales: mientras que 1987 fue un año muy seco, la estación lluviosa de 1988 se extendió durante la mayor parte de los meses normalmente secos.

Las diferencias en la vegetación entre territorios y entre colonias fue notable. La ocupación de hábitat supuestamente subóptima por machos periféricos en Agua Prieta es consistente con el modelo de Fretwell & Lucas (1969), de manera similar a lo registrado por Clark & Weatherhead (1987) para *A. phoeniceus.* Por otra parte, la ausencia de las monjitas en los parches cubiertos por eneas en La Herrera, contrasta con su preferencia de este sustrato en Agua Prieta, fenómeno que probablemente se explica por la ocupación de las eneas en la primera localidad por *Cistothorus apolinari* (Varty et al., 1986). En Norteamérica, tanto *A. phoeniceus* como *Xanthocephalus xanthocephalus* evitan anidar cerca de cucaracheros del mismo género presente en La Herrera (*C. palustris*), reconocidos como depredadores de huevos de ictéridos (Orians & Willson, 1964; Picman, 1983). Leonard & Picman (1986) han demostrado que la segregación espacial de los centros de actividad entre *X. xanthocephalus* y *C. palustris* es un resultado de exclusión activa ya que la remoción de ictéridos resultó en la expansión de los territorios de los cucaracheros hacia las áreas ocupadas por aquellos. En la Laguna de La Herrera podría presentarse una situación antagónica similar entre *A. icterocephalus* y *C. apolinari,* aunque no se obtuvo evidencia al respecto.

La variación en el tamaño de los territorios entre las dos colonias estudiadas podría tener varias explicaciones. En primer lugar, el hecho que los territorios más grandes estuvieran en La Herrera, no puede atribuirse a la ausencia de competencia entre machos adultos dentro de esta población. A pesar de la extrema fidelidad de todos los machos residentes observados a sus territorios respectivos, observé frecuentes expulsiones de machos no establecidos de las áreas defendidas. Una segunda explicación es provista por el tipo de uso que las aves hacían de sus territorios en ambas colonias. Mientras que en La Herrera los machos defendieron territorios de propósito múltiple, en Agua Prieta utilizaron las áreas defendidas solamente para anidar (respectivamente, territorios tipo A y B según Nice, 1941). En este sentido, mis datos están de acuerdo con las tendencias detectadas por Orians (1961,

1968) para ictéridos norteamericanos habitantes de humedales. Esta explicación es apoyada además por haberse confirmado que los machos en La Herrera pasaban más tiempo en sus territorios que los de Agua Prieta (59.4 ± 0.5 min/h; N = 11 y 47.0 ± 5.5 min/h; N = 17 respectivamente) (NARANJO, 1989).

Pueden plantearse varias hipótesis para explicar la variación en tamaño territorial dentro de cada colonia. La presión de la agresión ejercida por machos vecinos, lo mismo que la ubicación y la calidad de cada territorio pueden considerarse como factores próximos para la ocurrencia de esta variación. De acuerdo con la primera de estas hipótesis, a medida que aumenta el número de machos vecinos en un territorio, sería de esperar una mayor estimulación de respuestas agresivas por parte del propietario del área defendida. Los costos de defensa territorial deberían incrementar en función del número de vecinos y el resultado sería entonces la disminución del tamaño territorial, como fue demostrado por NARANJO (1989) para la colonia de Agua Prieta: el coeficiente de correlación de Spearman entre el tamaño del territorio y el número de despliegues agresivos por hora fue significativo ($r= -0.514$, $p < 0.05$, $n=20$). Por otra parte, esta tendencia no fue confirmada para La Herrera ($r = 0.209$, $p > 0.05$, $n=11$) (NARANJO 1989).

Esta explicación es sustentada además por el patrón de variación de tamaño de los territorios dentro de la colonia de Agua Prieta en relación con su ubicación. Puesto que los territorios localizados en el centro de la colonia tienden a tener más vecinos que los de las esquinas, es explicable que su tamaño sea correspondientemente menor. Esta observación coincide con el patrón de variación registrado por WEATHERHEAD & ROBERTSON (1977) para una colonia de *A. phoeniceus* en Ontario (Canadá), aunque ellos no aludieron a la relación con el número de territorios vecinos. Tomando como muestra aquellos territorios para los cuales el número de vecinos es claro en el artículo de estos autores, se encontró una correlación negativa significativa entre el tamaño del territorio y el número de vecinos ($r = -0.762$, $p < 0.025$, $n = 8$).

En cuanto a la tercera hipótesis relacionada con la calidad de los territorios, no se obtuvieron datos que permitan su examen.

El tamaño significativamente mayor de los nidos en La Herrera podría tener dos explicaciones. Por una parte, podría responder a diferencias climáticas locales, especialmente la temperatura del aire. Los nidos abiertos en forma de copa son, en general, más vulnerables a la exposición a factores meteorológicos que los nidos cerrados (HAARTMAN, 1969), y cualquier protección adicional contra temperaturas bajas debería resultar en una mejora de las tasas de supervivencia de huevos y polluelos. En segundo lugar, podría relacionarse con el mayor tamaño corporal de la subespecie *A. i. bogotense* (CHAPMAN 1914), si bien el reducido tamaño de la muestra y la carencia de datos para otras localidades del altiplano cundiboyacense limitan esta interpretación. Por otra parte, el mayor tamaño y probablemente el peso de los nidos, explica la diferencia en el número promedio de tallos a los cuales están amarrados. Sin embargo, resulta interesante observar que la distancia media entre tallos a lo largo de la periferia del nido fue consistente tanto entre como dentro de las colonias, probablemente llenando un requerimiento mínimo de cobertura del nido.

La variación en el éxito total de anidación entre colonias y entre meses o años dentro de una colonia particular son fenómenos característicos en esta especie. WILEY & WILEY (1980) registraron dichas variaciones en Trinidad, Surinam y Venezuela y mis datos sugieren que tales patrones también son comunes en demos colombianos, sujetos a regímenes climáticos muy diferentes. La importancia de distintos factores como causas de fracaso de anidación también parecen variar entre regiones. Además de las diferencias ya anotadas para las dos colonias incluidas en este estudio, una comparación de los datos de Agua Prieta con aquellos de WILEY

& Wiley (1980a), revelan fuentes adicionales de variación. Primero que todo, mientras que dichos autores encontraron que con solo una excepción las pérdidas de nidos en Surinam se debieron a predación, en este estudio tal factor es casi equivalente a la deserción de las hembras como causa del fracaso en Agua Prieta. Esta diferencia podría deberse al impacto de la perturbación antropogénica en esa localidad, resultante en la remoción de depredadores potenciales. Sin embargo, tanto serpientes y la polla de agua *Porphyrio martinica*, registradas como depredadores de nidos de *A. icterocephalus* por Wiley & Wiley (1980a), como las comadrejas (*M. frenata*) fueron encontradas en el caño de Agua Prieta durante esta investigación. En segundo lugar, la inanición de los polluelos como causa de fracaso de anidación, encontrada por los mismos autores como importante al menos para localidades de los llanos venezolanos, podría ser también significativa en Agua Prieta. Aunque no se obtuvo evidencia directa de la ocurrencia de inanición en dicha colonia, el 53.4% de los 41 polluelos eclosionados que no sobrevivieron hasta el estadío de volantones pudieron haber muerto a consecuencia de este factor pues o bien sus nidos no fueron abandonados por la madre, o los polluelos desaparecieron de uno en uno sin que los nidos o el resto de su contenido presentara signos de deterioro atribuibles a la acción de un depredador.

A manera de conclusión, dos puntos merecen atención. Por una parte, las diferencias aquí documentadas en los patrones básicos de la historia natural de los dos demos en consideración no apoya de manera suficiente una hipótesis de divergencia atribuible a la diferenciación subespecífica. A pesar de la significancia estadística en la variación de algunas de las variables consideradas en este estudio, el solo hecho de ser comparable a la encontrada previamente por Wiley & Wiley (1980a) para poblaciones de diferentes sitios sugiere una alta plasticidad en el comportamiento reproductivo de la especie, condicionada por su ocupación de humedales en los que la fluctuación de variables medioambientales es considerable. Por último, los estimativos de éxito reproductivo logrados en este estudio, sumados a los patrones de selección de hábitat de anidación y a la reconocida reducción progresiva de los humedales en Colombia, permiten concluir que aunque la especie ha sido considerada tradicionalmente como un ave común y abundante, su supervivencia a nivel regional podría verse amenazada en el futuro cercano. La extrema localización de las pocas colonias activas en el altiplano cundiboyacense y el valle geográfico del Río Cauca son muestras inequívocas del retroceso progresivo del área de distribución de la especie, si bien existen registros de nuevas localidades como por ejemplo el valle de Aburrá en Antioquia, los cuales datan de varios lustros (Serna, 1980).

Agradecimientos

Este estudio se llevó a cabo como parte de una investigación doctoral. Quiero agradecer a R. J. Raitt por su apoyo incondicional y dirección y a M. S. Alberico, H. Alvarez, G. I. Andrade y G. Arango, por sus útiles sugerencias durante el trabajo de campo y la fase de análisis preliminares. M. S. Alberico, G. H. Orians, J. Picman, R. J. Raitt, F. G. Stiles, J. White y F. Zapata mejoraron con sus comentarios versiones iniciales del manuscrito. J. W. Beltrán y L. M. Renjifo ayudaron a colectar buena parte de la información en el campo. La Universidad del Valle apoyó mis estudios mediante una prolongada comisión. Pero por encima de todo, debo agradecer muy especialmente a mi familia. Mi esposa e hijo tuvieron que soportar un largo período de preocupación y sacrificios y mis padres siempre estuvieron dispuestos a acoger en Cartago mi estadía durante el trabajo de campo en Agua Prieta.

Literatura citada

Chapman, F. M. 1914. Diagnosis of apparently new Colombian birds, II. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **33**:167-192.

Clark, R. G. & P. J. Weatherhead. 1987. Influence of population size on habitat use by territorial male Red-winged Blackbirds in agricultural landscapes. Auk **104**:311-315.

CVC. 1980. Boletín Pluviométrico. Cali, Colombia: Corporación Autónoma Regional del Cauca, División de Estudios Técnicos CVC, Informe CVC-79-13.

EMPRESA DE ACUEDUCTO Y ALCANTARILLADO DE BOGOTÁ. 1979. Boletín informativo hidrometeorológico 1974-1978. Bogotá, Colombia: Dirección general de planeamiento.

FRETWELL, S. D. & H. L. LUCAS. 1969. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds, I: Theoretical development. Acta Biotheoretica **19**:16-36.

GUSTAFSON, T. L. 1984. Epistat, statistical package for the IBM personal computer.

HAARTMAN, L. VON. 1969. Nest-site and evolution of polygyny in European passerine birds. Ornis Fenn. **46**:1-12.

HILL, M. O. 1973. The intensity of spatial pattern in plant communities. J. Ecol. **61**:225-236.

HILTY, S. L. & W. L. BROWN. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

LUDWIG, J. A. & J. F. REYNOLDS. 1988. Statistical Ecology: a primer on methods and computing. New York: John Wiley & Sons Inc.

LEONARD, M. L. & J. PICMAN. 1986. Why are nesting Marsh wrens and Yellow-headed Blackbirds spatially segregated? Auk **103**:135-140.

NARANJO, L. G. 1989. Territory quality, male behavior, and the polygyny threshold in the Yellow-hooded Blackbird. New Mexico State University, Las Cruces, New Mexico: Unpubl. Ph.D. Dissertation.

NERO, R. W. 1956a. A behavior study of the Red-winged Blackbird, Part 1. Wilson Bull. **68**:5-37.

__________. 1956b. A behavior study of the Red-winged Blackbird, Part 2. Wilson Bull. **68**:129-150.

NICE, M. M. 1941. The role of territory in bird life. Amer. Midland Natur. **26**:441-487.

ORIANS, G. H. 1961. The ecology of Blackbird (*Agelaius*) social systems. Ecol. Monogr. **31**:285-312.

__________. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. Amer. Natur. **103**:589-603.

__________. 1973. The Red-winged Blackbird in tropical marshes. Condor **75**:28-42.

__________. 1980. Some adaptations of marsh-nesting blackbirds. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, Monograph in Population Biology (14).

__________ and **M. F. WILLSON.** 1964. Interspecific territories of birds. Ecology **45**:736-745.

PICMAN, J. 1983. Aggression by Red-winged Blackbirds towards Marsh-wrens. Can. J. Zool. **61**:1896-1899.

SERNA, M. A. 1980. Catálogo de aves Museo de Historia Natural. Medellín: Colegio San José.

VARTY, N., J. ADAMS, P. ESPIN & C. HAMBLER (Eds.). 1986. An ornithological survey of Lake Tota, Colombia, 1982. Cambridge: International Council for bird Preservation (Study Report 12).

VERNER, J. 1977. On the adaptive significance of territoriality. Amer. Natur. **111**:769-775.

WEATHERHEAD, P. J. & R. J. ROBERTSON. 1977. Male behavior and female recruitment in the Red-winged Blackbird. Wilson Bull. **89**:583-592.

WILEY, R. H. & M. S. WILEY. 1980a. Spacing and timing in the nesting ecology of a tropical blackbird: comparison of populations in different environments. Ecol. Monogr. **50**:153-178.

__________. 1980b. Territorial behavior of a blackbird: mechanisms of site-dependent dominance. Behaviour **73**:130-154.

WILLSON, M. F. 1966. Breeding ecology of the Yellow-headed Blackbird. Ecol. Monogr. **36**:51-77.

Dirección del autor:

Biólogo LUIS GERMÁN NARANJO, Departamento de Biología, Universidad del Valle, A. A. 25360, Cali, Colombia.